Biogeografisk analys – en undersökning av kalladapterade strandstinkflyns utbredning och släktskapsförhållanden

PER LINDSKOG

Lindskog, P.: Biogeografisk analys – en undersökning av kalladapterade strandstinkflyns utbredning och släktskapsförhållanden. [Biogeographical analysis – a study of distribution and phylogeny of some cold adapted shore bugs (Het., Saldidae).] – Ent. Tidskr. 101: 9–17. Lund, Sweden 1980. ISSN 0013-886x.

The common practice to explain the origins and distribution of northern cold adapted insect groups primarily with reference to Pleistocene events is challenged here. Studies of vicariance patterns and phylogenetic relationships (vicariance biogeography) should allow more detailed analysis of the roots and history of this fauna. These points are elaborated on the basis of the Saldidae, a heteropteran family of apparent Laurasian origin. For example, it is argued that the high altitude Asiatic species of *Chiloxanthus* are directly derived from originally warm adapted Paleogene predecessors, which where transformed to the present hypsobionts with the rise of the Tertiary mountains as a result of an evolution *in situ*. The *orthochila* group of *Saldula* is splitted into two vicariant lines (clades), the Eurasian *orthochila* line connected with the Tertiary Mts (Alpid-Himalaya complex) and the Asiamerican *nobilis* line. The original vicariant event may be traced to (Paleo) Asia and the Miocene orogenies. The joining of Europe to Asia during Miocene with the contraction of the Tethys and the establishment of the Alpid-Himalyan links was followed by a dispersal to Europe. It is concluded that pro- and epigenerative causes (sensu D. E. Rosen) of the distribution of boreal and arctic-montane saldid groups may be identified and separated, and that the main patterns in the diversification of these groups were established by the Miocene.

P. Lindskog, Sektionen för entomologi, Naturhistoriska Riksmuseet, Box 50007, S-104 05 Stockholm, Sweden.

Inledning

De senare åren har inneburit en grundläggande omprövning av den teoretiska basen för analys av utbredningsmönster hos taxa i deras egenskap av primärdata för historiskt biogeografiska och allmänt evolutionära studier. Detta är dels ett resultat av den nya geologins genombrott, d v s den moderna versionen av kontinentdrift baserad på teorin för plattektonik. Av mer fundamental betydelse är emellertid erkännandet av den fylogenetiska systematiken enligt W. Hennig såsom den naturliga referensramen för kausal biologi (Brundin 1972). En annan hörnsten utgörs av de biogeografiska principer som utvecklats av L. Croizat (Croizat 1962, Croizat et al. 1974). En integrering av Croizats s k panbiogeografi med fylogenetisk analys har resulterat i framväxandet av en ny biogeografisk "paradigm", betecknad av sina främsta förespråkare som vikariansbiogeografi. Utgångspunkten för vikariansmodellen är att uppkomsten av det geografiska fördelningsmönstret hos medlemmarna i en viss monofyletisk grupp primärt måste betraktas och analyseras i termer av en historisk sekvens av upprepade artsplittringar, kladogeneser, ledande tillbaka från en gemensam ursprungsart. En analys av en grupps historia i tiden och rummet innebär således att data från en kladistisk analys, vilka specificerar den relativa sekvensen av arternas avsplittring i tiden, korreleras med data över den geologiska, geografiska och klimatologiska utvecklingen inom regionen i fråga, d v s sekvensen av uppkomsten av potentiella geografiska barriärer (vikarianshändelser) ledande till artsplittring enligt den geografiska (allopatriska)

Referat av föredrag hållet vid XIII Nordiska entomologmötet 6–9 augusti 1979 i Stockholm.

modellen, varvid systerarterna uppvisar primär geografisk vikarians. Påvisandet av sammanfallande (kongruenta) vikariansmönster inom andra grupper utgör ett stöd för slutsatserna och indikerar existensen av ett generellt mönster (generellt utbredningsspår, "generalized track") (se vidare Rosen 1978).

Ursprunget och diversifieringen hos vissa holarktiskt-boreala och arktiskt-montana insektsgrupper skall här diskuteras med utgångspunkt från den vikariansbiogeografiska modellen. De flesta diskussionerna av denna faunas ursprung och utbredningshistoria har skett mot bakgrund av pleistocena skeenden. Taxonomisk differentiering, uppkomsten av disjunktioner, arters karaktär av faunaelement, etc., har relaterats till de periodiska växlingarna mellan varmare och kallare klimat med kontinentala glaciationer och utbildandet av glacialrefugia (spridningscentra) (de Lattin 1967). De ursprungligare rötterna och biogeografiska relationerna hos denna kalladapterade fauna anses allmänt vara mer eller mindre utsuddade och otillgängliga för en närmare analys till följd av dessa våldsamma klimatvariationer och omfördelningar av landskapszoner. Belagda exempel på drastiska förändringar i arters utbredning synes stödja denna uppfattning (Coope 1970, Hammond et al. 1979). Den allmänna utgångspunkten för de flesta studier av den boreala och för övrigt den palearktiska insektsfaunans historia i allmänhet kommer väl till uttryck i följande citat från Kostrowicki (1969:132), återgivande dennes grundprincip vid försök att härleda olika regionala fjärilsfaunors ursprung: "The basic principle has been adopted that if there can be more than one interpretation of any phenomenon the interpretation which places it in a *later period* (min kursivering) will be regarded as more reliable even if it is backed up by less convincing premises. The point is to refer to more ancient periods only if a given fact cannot be explained in any other way". Den här citerade "tumregeln" synes tillämpas mer eller mindre medvetet av många zoogeografer. Den måste emellertid betraktas som uppenbart dubiös och uppmuntrar till godtyckliga, aprioristiska slutsatser. Det finns goda skäl att tro att dess tillämpning vid studier av den kalladapterade insektfaunans historia och evolution i många fall resulterat i felaktiga slutsatser.

Jag skall här närmare utveckla dessa punkter utgående från studier av heteropterfamiljen Saldidae, vilken tillsammans med tre ytterligare familjer bildar gruppen (infraordningen) Leptopodomorpha, vilken uppenbarligen avgrenats mycket tidigt från heteropterstammen. Familjen Saldidae har världsvid utbredning och omfattar drygt 235 valida arter (i Sverige 26). Karakteristiskt för den moderna faunan är att dess maximala artrikedom och systematiska diversitet är utvecklad inom den holarktiska regionen, där den är företrädd med många kalladapterade taxa. Saldiderna är en primärt hygrofil, littorallevande grupp. Majoriteten arter lever på de öppna strandzonerna längs olika typer av vatten på blött och fuktigt substrat. Vissa arter lever inom tidvattenszonerna av saltmarsker eller klippiga littoraler och låter sig regelbundet översvämmas (submergeras) vid högvatten. Andra lever i mer slutna och stabilare våtmarksformationer (*Carex*-kärr, *Sphagnetum*), medan ett mindre antal även delvis lever i torrare terrestra miljöer (t ex alpina gräshedar och ruderatmark) som fallet är inom *Saldula orthochila*-gruppen (nedan) (jfr Lindskog 1975). Totalt kan familjen sägas spänna från klippiga tidvattenslittoraler vid tropiska hav till torra steniga lavhedar på den arktiska tundran och kanterna av glaciärer i högbergsregioner. Saldiderna livnär sig som rovdjur.

Den följande diskussionen är baserad på resultat av mina studier av den palearktiska saldidfaunans systematik, biogeografi och biologi, inklusive de fylogenetiska och biogeografiska relationerna till andra faunor. Vidare utgår jag från en ännu opublicerad studie av J. T. Polhemus (1977), vilken innebär ett försök till en fylogenetisk analys av de högre kategorierna inom familjen.

Chiloxanthinae

Familjen Saldidae sönderfaller i tre recenta underfamiljer. Saldinae utgör därvid den mest deriverade och samtidigt den mest diversifierade underfamiljen, omfattande ca 90 % av det totala antalet arter. Chiloxanthinae bildar dess plesiomorfa systergrupp. Den mest primitiva, monotypa underfamiljen Aepophilinae intar en isolerad position och har uppenbarligen avgrenats tidigt från saldidlinjen. Den enda arten (*Aepophilus bonnairei*) lever i sprickor inom klippiga tidvattenslittoraler längs Västeuropas atlantkust (södra Irland och England till Portugal). Läget för den basala differentieringen i rummet och

tiden hos familjen skall här först sökas definieras. Fig. 1 visar utbredningen hos arter och släkten inom Chiloxanthinae. Följande punkter skall observeras. Släktet *Chiloxanthus* bildar en nordlig kalladapterad grupp om 11 arter (inkl. 1 obeskriven) omfattande en serie asiatiska högbergsarter och ett antal boreala och arktiska former. De tre övriga släktena är primärt varmadapterade. *Pentacora* omfattar 11 kända arter, vilka med ett undantag när är primärt halofila och f a kustbundna former (saltmarsker, mangrove formationer, etc) och som är utbredda inom ett smalt bälte längs de huvudsakligen subtropiska – tropiska zonerna av Gamla och Nya Världen. Nordamerika har den största regionala faunan (5 arter), där några mer deriverade arter är utbredda ända upp till prärieprovinserna i Kanada och till New Foundland. Det tertiära släktet *Oligosaldina* beskrivet på basis av några delvis mycket välbevarade fossil från Rott-skiffrarna i Tyskland, vilka härrör från övre oligocen, synes överensstämma i det närmaste perfekt med de moderna arterna av *Pentacora* och torde kunna betraktas som identiskt med detta. *Enalosalda* och *Paralosalda* är två monotypiska släkten med obligat förekomst inom klippiga tidvattenslittoraler inom två begränsade områden i Nya Världen (se vidare Polhemus 1976). Kladistiskt sett måste *Pentacora* betraktas som det mest deriverade (mest apomorfa) släktet, varvid *Chiloxanthus* synes utgöra dess plesiomorfa systergrupp.

En närmare analys av utbredningen inom Chiloxanthinae ger anledning till följande primära slutsatser. Utbredningen hos de primärt varmadapterade släktena *Pentacora, Paralosalda* och *Enalosalda* liksom även *Aepophilus* (Aepophilinae) sammanfaller på ett iögonfallande sätt med Tethys-regionen – m a o utbredningen av Tethys eller Urmedelhavet, det ekvatoriella hav som skiljde den mesozoiska nordkontinenten Laurasia (d v s nuvarande Eurasien + Nordamerika) från sydkontinenten Gondwana. Med hänsyn till att de recenta representanterna för dessa mer ursprungliga grupper liksom de kända fossila formerna är begränsade till nuvarande Nordamerika och Eurasien kan man föreslå att familjen Saldidae ursprungligen utvecklades som en laurasiatisk grupp. (Förekomsten av *Pentacora* i Australien, d v s ett ursprungligen östgondwanskt block, kan betraktas som ett resultat av en relativt sen spridning från Sydostasien och mellanliggande arkipelager i samband med australienplattans förening med asienblocket under tertiär). Som framgår består sydkontinenternas saldidfauna uteslutande av företrädare för den mer moderna underfamiljen Saldinae med i övrigt världsvid utbredning. Nyare data antyder existensen av nära fyletiska samband mellan vissa subtropiska – tropiska saldintaxa i Sydamerika och Afrika liksom mellan kalladapterade taxa i Sydamerika och Nya Zealand (Polhemus 1977). Om dessa kan beläggas så utgör det evidens för att splittringen mellan Chiloxanthinae och Saldinae måste ha skett innan uppsplittringen av Gondwana, alltså väl nere i krita.

Huvudslutsatsen här är att saldiderna har en mycket gammal hemortsrätt inom det norra halvklotet. *Chiloxanthus* skall här diskuteras som ett exempel på en kalladapterad grupp inom en påtagligt gammal fyletisk linje inom familjen. En karakteristisk grupp inom detta släkte utgörs av 7 högbergsarter med begränsade endemiska och vikarierande förekomster i Pamir, Karakorum och angränsande delar av NV Himalaya och vidare Osttibet (jfr Fig. 1). Högst sannolikt återstår här fler arter att upptäcka. Dessa arter har anträffats på höga höjder, i huvudsak mellan 3 500–5 000 m ö h. Där angivelser om deras habitat föreligger rör det sig om storblockiga och steniga kanter av bergsströmmar och smältvattensrännilar, delvis i direkt anslutning till snö- och isfält. Av de ovan diskuterade biogeografiska och fyletiska relationerna inom Chiloxanthinae framgår det att *Chiloxanthus* eller dess direkta föregångare måste ha existerat nere i tidiga tertiär (paleogen), då klimatet var genomgående tropiskt eller varmtempererat i Eurasien och före uppveckningen av de tertiära bergssystemen. Jag antar här att *Chiloxanthus*-linjen primärt representerade en inlandsgrupp inom den paleogena chiloxanthinfaunan med förekomst vid olika typer av f a limniska vattendrag i Paleoasien (Angarida). *Pentacora*-linjen skulle därvid representera en vikarierande och f a halofil och kustbunden grupp med huvudutbredning längs Laurasiens Tethyskuster, arkipelager och lagunsystem. Jag föreslår således att föregångarna till de recenta högbergsformerna inom *Chiloxanthus* förekom inom området då detta hade låglands- eller måttlig höglandskaraktär. Denna ursprungliga varmadapterade *Chiloxanthus*-stam utvecklades sedan successivt *in situ* eller på plats till dagens högspecialiserade kalladapterade former i och med uppveckningen av Himalaya

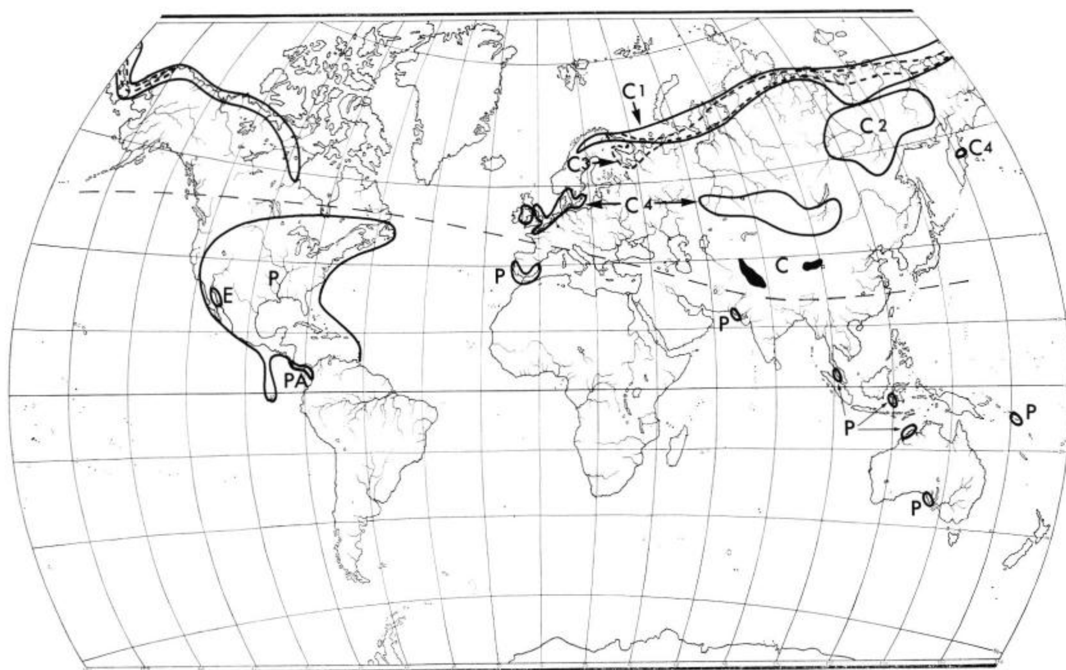


Fig. 1. Utbredning hos släkten och arter inom Chiloxanthinae: P = *Pentacora*, PA = *Paralosalda*, E = *Enalosalda*, C = *Chiloxanthus*. C 1 = *C. stellatus*, C 2 = *C. suturalis*, C 3 = *C. arcticus*, C 4 = *C. pilosus*. Svart indikerar utbredningen hos de asiatiska högbergsarterna inom *Chiloxanthus*.

Distribution of genera and species of Chiloxanthinae. (Cf. abbreviations above). The distribution of the high altitude Asiatic species of *Chiloxanthus* is indicated by solid black.

och anslutande asiatiska bergssystem och höjningen av den tibetanska platån, en process som startade i och med kollisionen mellan Indien och Asien för ca 40 mill. år sedan (Molnar & Tapponier 1977). Denna tolkning överensstämmer nära med M. S. Manis allmänna slutsatser beträffande ursprunget hos insektsfaunan inom högbergszonerna i Himalaya och Centralasien (Mani 1968, 1974). Denne framhåller därvid särskilt ställningen hos Nordvästhimalaya, Karakorum och Alay-Pamir som ett gemensamt, distinkt centrum för faunadifferentiering och utveckling, skiljt från det övriga Himalaya. Denna slutsats stöds av situationen inom *Chiloxanthus*.

Brist och svåråtkomlighet på material av flera av högbergsarterna inom *Chiloxanthus* medför att de kladistiska relationerna inom denna grupp och till de övriga, boreala och arktiska arterna inom släktet ännu ej är helt klarlagda. De senare består av två artpar, vilka synes stå i systergruppsförhållande till varandra: *C. pilosus* (Fallén) + *C. arcticus* (J. Sahlberg) och *C. suturalis* (Jakovlev) + *C. stellatus* (Curtis). Deras utbredning kan sammanfattas som följer (Fig. 1). (1) *C. pilosus*. Halobiont art utbredd inom de kallare stäppområdena i Transbaikalien, Mongoliet, Västsibirien och Nordkazakhstan, även uppträdande med disjunkta förekomster längs kusterna av Nordvästeuropa och i Kamchatka. (2) *C. arcticus*. Med till synes diskontinuerlig utbredning längs kusten och flodmynningar inom den arktiska zonen av Eurasien och västligaste Nordamerika. Skiljer sig från *C. pilosus* endast i fråga om taxonomiskt mindre signifikanta karaktärer och bör eventuellt hellre betraktas som en underart av denna. (3) *C. suturalis*. Utbredd längs floder inom det bergiga taigaområdet i Nordostsibirien. (4) *C. stellatus*. Avlöser *C. suturalis* inom skogstundrazonen i Ostsibirien och har i övrigt en vid circumpolär utbredning inom tundrazonen, inklusive den alpina zonen av den skandinaviska bergskedjan norr om Polcirkeln. Arten är habituellt och morfologiskt mycket lik den föregående.

Man konstaterar således att de två arktiska arterna båda ersättes m l m direkt av mycket närstående, vikarierande former i de angränsande inre delarna av Sibirien. (I fallet *C. arcticus* och *pilosus* kan en nära kontakt förväntas nordost om Kamchatka/Beringshavskusten). Förhållanden antyder en relativt sen splittring mellan de arktiska och de boreala kallstäpp-, kust-, respektive taigazonformerna. Betingelser för en dylik differentiering förelåg framför allt fr o m senare delen av pliocen i och med en allmän expansion och sammansmältning av tidigare isolerade ursprungliga (miocena) tundrakärnor i norr i samband med isläggningen av den Arktiska oceanen och vidare in i pleistocen, då komplexa mosaiker och övergångar utbildades mellan låglands- och montana tundror, stäpp- och taiga-formationer under de periodiska växlingarna mellan varmare och kallare klimat (interstadialer, stadialer) i Nordostsibirien (jfr Matthews 1979, Giterman & Golubeva 1967). Släktet *Chiloxanthus* evolutionära centrering och fyletiskt-biogeografiska uppknytning till Centralasien – Sibirien är uppenbar – m a o släktet kan rimligen betraktas som ursprungligen asiatiskt ("Angara-element").

Saldula orthochila-gruppen

I fallet *Chiloxanthus* observerar man en kalladapterad saldidgrupp, som kan uppfattas som ett specialiserat kvarlevande derivat av en tidigare primärt varmadapterad gren inom familjen. Inom den mer moderna underfamiljen Saldinae uppträder däremot många kalladapterade grupper vars ursprung och utveckling synes vara intimt kopplad till och löpa parallellt med den progressiva utvecklingen mot kallare klimat under senare delen av tertiär. Några generella mönster inom dessa grupper skall här beröras utgående från situationen inom *Saldula orthochila*-gruppen, en fyletiskt väldefinierad och förhållandevis deriverad (apomorf) grupp inom Saldinae. Den följande diskussionen bygger direkt på mina resultat från nyligen utförda studier av de systematiska, biogeografiska och biologiska relationerna inom denna grupp (Lindskog 1975 och i manus).

Fig. 2 visar utbredningen av arterna inom

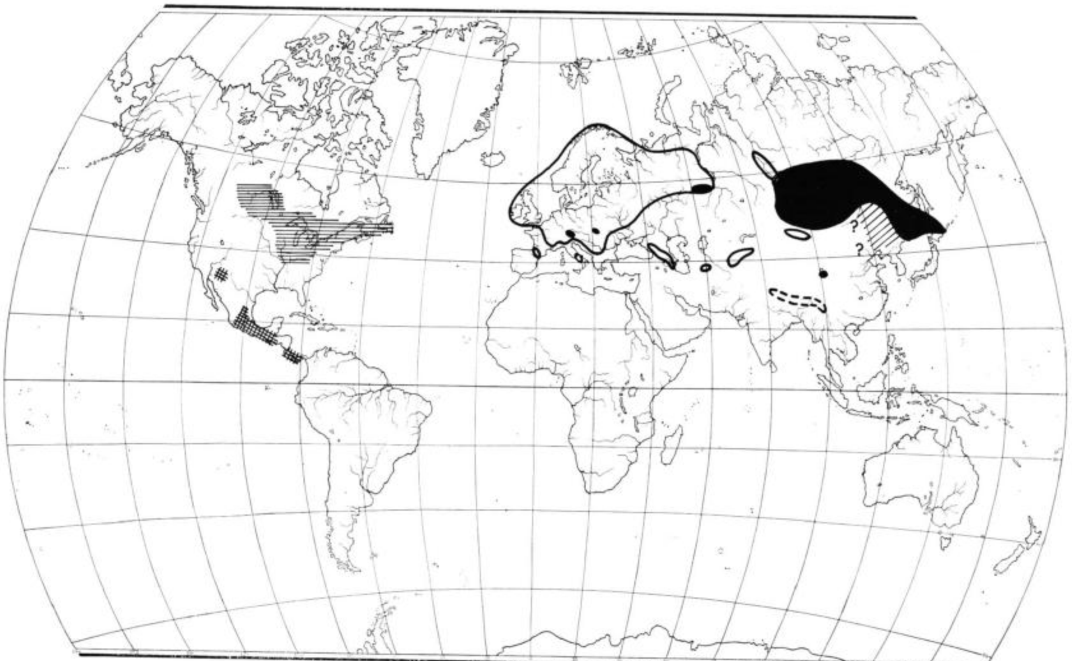


Fig. 2. Utbredning hos arterna inom *Saldula orthochila*-gruppen: *S. orthochila* (heldragen linje), *S. burmanica* + sp. A (streckad linje), *S. nobilis* (svart), *S. bouchervillei* (horisontell streckning), och *S. sulcicollis* (korsstreckad).

Distribution of the *orthochila* group of *Saldula*: *S. orthochila* (solid), *S. burmanica* + sp. A (dashed), *S. nobilis* (black), *S. bouchervillei* (hatched), and *S. sulcicollis* (cross-hatched).

orthochila-gruppen. Denna sönderfaller i två systematiska undergrupper (klader): (1) *S. orthochila* (Fieber) med en påtagligt uppsplittrad västlig eurasiatisk utbredning + *S. burmanica* Lindskog jämte en ännu obeskriven art (sp. A) med utbredning i Himalaya och de anslutande Burmesiska bergen. (2) *S. nobilis* (Horvath) med vid östlig eurasiatisk utbredning jämte isolerade förekomster i Europa, Ural och Tibet + två amerikanska arter, *S. sulcicollis* (Champion) (bergstrakter i Arizona, Mexico och Mellanamerika) och *S. bouchervillei* (Provancher) (östra Nordamerika). (Den ännu otillräckligt studerade arten *S. laevis* (Champion) (Mexico, Guatemala) hör eventuellt även hit).

Jag skall här sammanfatta den argumentationskedja som leder fram till min hypotes beträffande de historiskt biogeografiska sammanhang, som är dokumenterade i vissa huvudmönster i utbredningen inom denna artgrupp. Betraktar man först *S. orthochila* så kan man urskilja en utbredningsaxel, som sträcker sig mellan alpområdet och anslutande bergssystem i Europa till Alay-Pamir och Tien Shan i Mellersta Asien via Kaukasus och Kopet Dag (Turkmenien). Denna axel eller utbredningsspår kan sedan förlängas åt sydost för att inbegripa de närmast besläktade arterna inom Himalayasystemet. Populationerna av *S. orthochila* i de mellanasiatiska bergsområdena avviker taxonomiskt från de övriga geografiska populationerna (nominatformen) av arten, och jag har urskiljt två separata underarter inom detta område. Biogeografiska data utsäger således att utvecklingen och diversifieringen av linjen *S. orthochila* + systerarter är nära förbunden med de tertiära bergssystemen. *S. orthochila* uppträder här från submontana till högalpina zoner och har karaktären av en ekologiskt tämligen generaliserad och biologiskt plastisk, montan form. I Europa har arten (d v s nominatformen) expanderat långt norrut i de relativt nyligen isfria områdena. Den saknas emellertid inom tundrazonen och de arktiskt alpina zonerna i Nordskandinavien. Man kan därför anta att arten under den senaste huvudglaciationens maximum (ca 20.000 år sedan) ej uppträde inom de egentliga periglaciala tundra- och kallstäppzonerna i Europa utan var begränsad till en smalare zon med mer moderat klimat längs norra medelhavsregionen österut. De f n disjunkta sydliga randförekomsterna i Pyrenéerna, Appeninerna och Kaukasus ligger inom dessa refugialområden. Gränsen för den kontinuerliga utbredningen i nordost går vid mellersta Ural och Ob vid gränsen till det västsibiriska låglandet och begränsas i söder av skogsstäpp- och stäppzonerna. Utbredningen hos *S. nobilis* kan delvis betraktas som en spegelbild till *S. orthochila*. *S. nobilis* är synbarligen allmänt och kontinuerligt utbredd från Amur-Primorski regionen i Fjärran Östern över de mer sydliga delarna av Sibirien och Nordmongoliet till Altay-Sayan-bergen och Yenisey i väster. Den markanta gränsen längs Amur mot Kina är säkerligen ej reell, och man noterar därvid den skenbarligen isolerade förekomsten i utkanten av Tibet. Man observerar såsom ett iögonfallande faktum att gränsen för den kontinuerliga utbredningen av *S. nobilis* västerut i Yenisey-Altay-regionen sammanfaller med läget för några isolerade östliga utposter av *S. orthochila* i detta område (nominatunderarten). Omvänt gäller att *S. nobilis* uppträder med en västlig isolerad utpost i Mellersta Ural (Sverdlovsk–Tyumen-området) inom gränsområdena för den kontinuerliga utbredningen av *S. orthochila* i nordost. *S. nobilis* har vidare några starkt isolerade och lokala förekomster i submontana lägen i Nordostalperna och Karpaterna. Dylika i Centraleuropa disjunkt uppträdande s k sibiriska faunaelement brukar något oegentligt betecknas som glacialrelikter. Deras förekomst här kan förklaras som ett resultat av en postglacial invasion av kontinentala taigazonarter i Europa under preboreal–boreal tid och en sedermera isolering i bl a vissa bergsområden i samband med övergången till varmare tempererat klimat (de Lattin 1967: 416). Omvänt kan den östliga expansionen och den påföljande isoleringen av *S. orthochila* inom gränsområdena till Ostsibirien och Centralasien (Mongoliska Altay) eventuellt tänkas ha skett under motsvarande perioder.

Förekomsten av med *S. nobilis* fyletiskt närstående arter i Nordamerika indikerar en tidigare förbindelse och kontinuitet i utbredningen hos denna linje via Beringien. En landförbindelse av växlande typ mellan Asien och Nordamerika via Beringssund-regionen anses ha existerat kontinuerligt från åtminstone senare delen av krita ända till pliocen för ca. 3 mill. år sedan, då ett avbrott skedde i samband med en marin transgression. Pleistocena förbindelser har existerat under skiljda perioder, dock är detaljerna här ännu ej helt klarlagda (se vidare Matthews 1979).

De recenta arterna av *nobilis*-linjen är centrerade till måttligt boreala och tempererade zoner, d v s de kan betraktas som måttligt kalladapterade. I beaktande av detta och med hänsyn till tillgängliga data över den tertiära klimat- och vegetationsutvecklingen inom Beringien och angränsande regioner (t ex Wolfe & Leopold 1967, Matthews 1979) kan man postulera att förutsättningar för en trans-beringisk kontinuitet i utbredningen hos *nobilis*-linjen förelåg under mitten och senare delen av miocen för att senare brytas som ett resultat av den progressiva nedkylningen av klimatet och utbildningen av skogstundra och tundra på högre breddgrader i pliocen och framåt.

Huvudslutsatserna av det hittills sagda är, att trots klara belägg för omfattande variationer i utbredningen hos *orthochila*-gruppens arter under pleistocen och i recent tid, så kan man klart urskilja ett grundläggande vikariansmönster av ett mer ursprungligt slag. Detta mönster motsvarar en primär fyletisk – biogeografisk splittring i två huvudlinjer (klader), dels *orthochila*-linjen med primär centrering till de tertiära, eurasiatiska bergssystemen (Alpid-Himalaya komplexet), dels den asi-amerikanska *nobilis*-linjen. Den amfi-beringiska vikariansen inom *nobilis*-linjen i kombination med de recenta arternas zonala utbredning tillåter vidare slutsatsen att *orthochila*-gruppen måste ha existerat åtminstone under senare delen av miocen, d v s för grovt 10 mill. år sedan. Den geografiska separationen och vikariansen mellan *orthochila*- och *nobilis*-linjerna i Eurasien kan relateras till några primära biogeografiska "delarzoner" av både recent-ekologisk och paleogeografisk signifikans. Sålunda sammanfaller västgränsen för den kontinuerliga sibiriska utbredningen hos *S. nobilis* med vad som i zoogeografisk litteratur brukar kallas "Johansen-linjen" eller "Yenisey-faunadelaren". Detta är att betrakta som den primära longitudinella fauna- och floradelaren (biogeografiska sektorgränsen) i Palearktis, vilken separerar västligt, respektive östligt eurasiatiska (sibiriska) taigaelement. Den sammanfaller med gränsövergången mellan det västsibiriska låglandet och det ostsibiriska höglandet och samtidigt med övergångszonen mellan atlantiskt, respektive pacifiskt inflytande på klimatet (Johansen 1955, Yemelyanov 1974). Sett i ett paleogeografiskt perspektiv motsvarar detta västkanten av den mellansibiriska platån eller Angaralandet, som under paleogen (paleocen–oligocen) var skiljt från Europa (mer exakt, det paleogena s k Fenno-Sarmatien) av ett mellanliggande havssund (Obik havet och Turgai sundet), som intog det nuvarande västsibiriska låglandet och förband den Arktiska oceanen med Tethys-havet i söder. Även efter tillbakadragandet av denna epikontinentala havsarm torde det västsibiriska låglandet i sin karaktär av låglänt våtmarksområde (i nutiden sumpig taiga med vidsträckta översvämningsområden), separerande mer höglänta och bergiga områden i öster och väster, utgjort en viktig geografisk diskontinuitet och därigenom spridningsbarriär vilket kommer till uttryck i utbredningen hos *S. orthochila* och *S. nobilis*. En delarzon mellan *orthochila*- och *nobilis*-linjerna kan vidare urskiljas i Sydostasien i områdena mellan de burmesiska bergen i Himalayas utkant och kantområdena av Osttibet och anslutande delar av Kina (Yunnan, Kansu). Tyvärr är kunskaperna om gruppens utbredning inom detta område otillräckliga för en närmare analys av situationen inom denna biogeografiskt mycket viktiga region.

Nuvarande Europa och angränsande delar av Mellersta Asien utgjorde under den tidigare delen av Tertiär ett ytterligt uppsplittrat område genomdraget av Tethys-havets armar och sund och avsnörda inlandsbassänger och hade därigenom karaktären av arkipelag och halvöar längs den stora sammanhängande asienmassans västkant. Afrikaplattans närmande till och kollision med Europa medförde en förträngning och omfattande torrläggning av detta tidigare omfattande havsområde parallellt med uppveckningen av de alpida bergssystemen i miocen (Hsü et al. 1977). Under samma perioder skedde den egentliga höjningen av Himalaya och angränsande asiatiska bergsområden. Dessa genomgripande geologiska händelser resulterade sålunda i att Europa blev brett landfast med Asien under neogen och vidare i en fysisk och biogeografisk sammanlänkning av dessa regioner via de tertiära bergssystemen, vilka antagit rollen som ett primärt centrum för biotiskt differentiering ("major track"; Croizat 1962: 68) i Palearktis.

Studerar man vikariansmönstren inom *orthochila*-gruppen i förhållande till detta paleogeografiska scenario blir slutsatsen att splittringen i *orthochila*- och *nobilis*-linjerna från en gemensam ursprungsart bör ha skett i Asien – var, när och hur skall ej närmare sökas utredas här. Jag

föreslår emellertid att denna splittring (vikarianshändelse) var intimt kopplad i tiden och rummet med höjningen av de tertiära bergsystemen i miocen, varvid *orthochila*-linjens tidiga företrädare primärt utdifferentierades som montana former av en mer generaliserad pionjärtyp inom geografiska och ekologiska marginalområden, i motsats till *nobilis*-linjens företrädare med primär anknytning till geologiskt och ekologiskt stabilare områden och habitats i de inre delarna av Asien. Den fortlöpande diversifieringen av *orthochila*-linjen inom de tertiära bergssystemen har resulterat i en spridning till Europa.

Sammanfattande slutsatser

Avsikten har här varit att söka belysa förutsättningarna för ett närmare klarläggande av de mer ursprungliga vikariansmönstren och därmed ursprunget hos kalladapterade, holarktiska insektsgrupper, vilkas nutida utbredning kan förväntas vara starkt påverkad av pleistocena och recenta förändringar i klimat och landskapszoner. Problemet gäller med andra ord fastställandet av läget för de ursprungliga vikarians- eller artsplittringshändelserna i rummet och tiden och åtskiljandet av dessa från senare modifikationer av arternas utbredning – eller, för att använda Rosens (1978) terminologi, att skilja på pro- respektive epigenerativa orsaker till arternas nutida utbredning. Dylika mer recenta modifikationer i utbredningen, inbegripande avsevärda utvidgningar respektive sammandragningar och fragmenteringar av utbredningsarealer, påvisades ovan för arter inom *orthochila*-gruppen. Man observerar även den disjunkta förekomsten av *Chiloxanthus pilosus* längs Nordvästeuropas kuster (Fig. 1), vilken kan betraktas som en relikt från en västlig expansion av kontinentala kallstäpparter i glacial eller senglacial tid. Den arktiska *C. stellatus* har vidare påvisats som subfossil i senglaciala avlagringar (ca. 10 500 år gamla) i England.

Analyserna av utbredningsmönstren av några kalladapterade saldidgrupper ovan leder till slutsatsen att det är möjligt, åtminstone inom de härvid tillämpade gränserna för taxonomisk och geografisk upplösning, att identifiera och separera mer recent utvecklade (epigenerativa) särdrag i utbredningen hos arter och grupper från de mer ursprungliga biogeografiska rötterna till gruppernas diversifiering i tid och rum. Som jag försökt belysa här, är basen för detta insikten att de mer ursprungliga (progenerativa) mönstren i utbredningen inom en monofyletisk grupp endast kan härledas genom att kartlägga de fylogenetiska samband, som knyter samman arterna inom de olika delområden som intages av gruppen och relatera dessa till den geografiska, geologiska och klimatiska utvecklingen inom regionen i fråga. Detta innebär med andra ord ett fastställande av vikariansmönster och deras kausala uttolkning. Vid mina studier av den palearktiska saldidfaunans evolution har jag med varierande grad av detaljupplösning sökt kartlägga vikariansmönster inom och mellan olika artgrupper, varvid ett par exempel har diskuterats här. De hittills vunna resultaten anger existensen av ett begränsat antal elementära mönster eller utbredningsspår, vilka kan vara sammankopplade på olika sätt via vissa primära "faunaknutar". En allmän slutsats av dessa studier är att de basala mönstren i denna faunas diversifiering kan härledas till åtminstone miocen. Detta står väl i samklang med den geologiska och klimatiska utvecklingen i Eurasien. Under denna händelserika period (ca. 5–24 mill. år sedan) antog Eurasien sin nuvarande geografiska utformning, de tertiära bergen genomgick sin maximala höjningsfas och grundmönstren hos de nuvarande klimat- och landskapszonerna etablerades. Mina allmänna slutsatser överensstämmer väl med resultat från studier under senare år av tertiära och kvartära insektsfossil från nordliga regioner. Matthews (1979) framhåller som en huvudslutsats av dessa studier att rötterna till den nuvarande boreala och arktiska insektsfaunan var väl etablerade i miocen och att den "evolutionära pulsen" till denna faunas diversifiering ej är relaterad till utvecklingen av pleistocena refugia, som ofta hävdats. Effekten av den senpliocena–pleistocena klimatvariationerna med upprepade kontinentala glaciationer (stadialer) har primärt endast inneburit en modifiering av dessa grundmönster och en utarmning av denna sentertiära fauna.

Litteratur

Brundin, L. 1972. Evolution, causal biology, and classification. – Zool. Scr. 1: 107–120

Coope, G. R. 1970. Interpretation of Quaternary insect fossils. – A. Rev. Ent. 15: 97–120.

Croizat, L. 1962. Space, time, form: the biological

synthesis. – Caracas (Published by the author).
Croizat, L., Nelson, G. & Rosen, D. E. 1974. Centers of origin and related concepts. – Syst. Zool. 23: 265–287.
Giterman, R. E. & Golubeva, L. V. 1967. Vegetation of Eastern Siberia during the Anthropogene Period. – *In*: Hopkins, D. M. (ed.). The Bering Land Bridge. pp. 232–244. Stanford (Stanford Univ. Press).
Hammond, P., Morgan, A. & Morgan, A. V. 1979. On the gibbulus group of Anotylus, and fossil occurrence of Anotylus gibbulus (Staphylinidae). – Syst. Ent. 4: 215–221.
Hsü, K. J., Montandert, L. et al. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. – Nature 267 (5610): 399–403.
Johansen, H. 1955. Die Jenissei-Faunenscheide. – Zool. Jb. (Syst.) 83: 237–247.
Kostrowicki, A. S. 1969. Geography of the Palearctic Papilionidea (Lepidoptera). – Zakł Zool. Syst. Polsk. Akad. Nauk. Kraków.
Lattin, G. de. 1967. Grundriss der Zoogeographie. – Jena (G. Fischer).
Lindskog, P. 1975. Taxonomy and systematics of some species groups of Saldula Van Duzee, with a discussion of riparian – terrestrial shifts in the Saldidae (Heteroptera). – Zool. Scr. 4: 159–174.
Lindskog, P. Subspeciation and geographic variation in body size, pterygo-polymorphism, and seasonal cycle in the montane shore bug Saldula orthochila (Fieber) (Heteroptera, Saldidae). – (i manus).
Mani, M. S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. – The Hague (Dr. W. Junk Publishers).
Mani, M. S. 1974. Biogeography of the Himalaya. – *In*: Mani, M. S. (ed.). Ecology and biogeography in India. Monographiae biol. 23: 664–681. The Hague (Dr. W. Jung Publishers).
Matthews, J. V. Jr. 1979. Tertiary and Quaternary environments: historical background for an analysis of the Canadian insect fauna. – *In*: Danks, H. V. (ed.). Canada and its insect fauna. Mem. ent. Soc. Canada, No. 108: 31–86.
Molnar, P. & Tapponier, P. 1977. The collision between India and Eurasia. – Scient. Am. 236 (4): 30–41.
Polhemus, J. R. 1976. Shore bugs (Hemiptera: Saldidae, etc.). – *In*: Cheng, L. (ed.). Marine insects. pp. 225–262. North Holland Publishing Company.
Polhemus, J. T. 1977. The biology and systematics of the Saldidae of Mexico and Middle America. – PhD Dissertation. University of Colorado at Boulder, USA.
Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. – Syst. Zool. 27: 159–188.
Wolfe, J. A. & Leopold, E. B. 1967. Neogene and early Quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia. – *In*: Hopkins, D. M. (ed.). The Bering Land Bridge. pp. 232–244. Stanford (Stanford Univ. Press).
Yemelyanov, A. F. 1974. Proposals on the classification and nomenclature of ranges. – Ent. Rev., Wash. 53: 11–26.

Recension

Lomholt, O.: *The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark.* Fauna Entomologica Scandinavica. Volume 4:1 (1975), 2 (1976) 452 sid., 464 fig. Scandinavian Science Press LTD. Klampenborg, Denmark Pris 160:— Dkr.

För sju decennier sedan utkom två arbeten, som behandlade rovsteklarna (Sphecidae) i Norden. Den ena var Aurivillii arbete i Svensk Insektfauna nr 13 (1904), det andra var Nielsens bearbetning av Gravehvespe og Gedehamse i Danmarks Fauna 2 (1907). Tidigare var man för bestämning av dessa insekter hänvisade till Thomsons Hymenoptera Scandinaviae T. III (1870) och Schmiedeknechts Die Hymenoptera Nord- und Mitteleuropas (1895). Dessa båda nordiska faunor var för sin tid mycket användbara och är sedan länge utsålda. För de båda andra nordiska länderna finns icke några faunor. För Norges vidkommande fanns dock Siebkes Enumeration Insectorum Norvegicum Fasc. V (1860). I Finland utkom 1935 Enumeration Insectorum Fenniae II Hymenoptera 1, Symphyta et Aculeata, som även var en poängförteckning. Valkeila (1962) har för de fyra sydvästliga naturhistoriska provinserna i Finland (A1, N, St och Ta) gjort en förteckning över samtliga i området funna gaddsteklar.

Genom Lomholdts arbete har vi äntligen fått en samlad bild av de fyra nordiska ländernas gaddstekelfauna. Arbetet inleds med en diagnos av speciderna följt av kapitlet med den fullbildade insektens morfologi. Sedan följer ett avsnitt med dessa insekters levnadssätt. Kapitlet "Distribution and zoogeography" har sitt speciella intresse. På sid. 26 finnes en tabell över antalet arter i de olika länderna och angränsade områden. Som jämförelse med denna tabell har jag gjort en sammanställning av antalet arter hos Lomholdt och här ovan nämnda arbeten.

	Lom-holdt	Niel-sen	Aurivil-lius	Siebke	En. Ins. Fenn.	Diff.
Danm.	123	93				+30
Sver.			117			+31
Norge				66		+28
Finl.					114	+32